Fossile Pflanzen – Puzzlesteine der Evolution

J. Kovar-Eder

Abstract: **Fossil plant remains a puzzle to recover evolution.** Selected examples demonstrate the manifold possibilities which fossil plant remains as well as their traces offer to unravel evolution. Modern technologies indicate that the information potential is far from being fully exhausted.

Key words: Fossil plants, evolution, vegetation, atmosphere, climate.

Einleitung

Arten und Ökosysteme wie wir sie heute kennen, sind das Ergebnis Jahrmillionen dauernder Evolutionsprozesse und stellen nur den momentanen Stand der Entwicklung des Lebens dar. Die Evolution des Lebens schreitet jedoch unaufhörlich voran, selbst in den Augenblicken, da Sie diese Zeilen lesen. Um die Geschichte der Pflanzen, von Flora (Gesamtheit der Pflanzenarten eines Gebietes) und Vegetation (Pflanzengemeinschaften eines Gebietes) zu verstehen, kommt jenen Pflanzen, die vor Jahrmillionen gelebt haben, eine tragende Rolle zu.

Wie werden jedoch Pflanzen fossil?

Im Gegensatz zu den meisten Tiergruppen verfügen Pflanzen, von wenigen Ausnahmen unter den Algen abgesehen, weder über Hartteile wie Kiesel- oder Kalkskelett noch über eine harte Schale oder einen Panzer. Blätter, Früchte, Pollen (Blütenstaub) oder der Stamm einer Pflanze werden meist voneinander getrennt. Nur ausnahmsweise, unter besonders günstigen Bedingungen, können Pflanzenteile auch im Verband, wie z. B. Blüten und Blätter an einem Zweig, erhalten bleiben. Wind und Wasser spielen eine bedeutende Rolle beim Transport und der Anreicherung isolierter pflanzlicher Organe. Erfolgt ihre rasche Einbettung in geeignetes Sediment wie z. B. Ton oder Sand und wird der Zutritt von Sauerstoff verhindert, sodass Verwesungsprozesse hintan gehalten werden, sind wesentliche Voraussetzungen zur Fossilisation gegeben. Nach vielen Jahrmillionen geben solche Pflanzenreste als Dokumente der Erdgeschichte Auskunft über die Organisation früheren Lebens (Abb. 1, 2).

Die Arbeit des Paläobotanikers, ist durchaus mit jener eines Kriminalisten zu vergleichen. Die detaillierte Dokumentation einer Fossillagerstätte steht am Beginn mühsamer Arbeit, einem Puzzle vergleichbar. Welcher Pollen und welches Blatt stammen von einer Art? Sind auch die Früchte dieser Art überliefert? Die verschiedenen Organe der ehemaligen Pflanzenarten müssen nun erkannt werden, um die einzelnen Organismen, ihre Organisation, systematische Zugehörigkeit, Abstammung und Vielfalt zu verstehen. In weiterer Folge steht der Versuch Lebensgemeinschaften und Lebensräume sowie das Klima früherer erdgeschichtlicher Perioden und ihre Entwicklung zu rekonstruieren.

Die Entwicklung der sauerstoffhältigen Atmosphäre

Luft setzt sich heute aus ca. 80 % Stickstoff, 21 % Sauerstoff, 1 % Argon und 9 % verschiedener Spurengase zusammen. Die frühe Atmosphäre war, nach allem was wir bisher wissen, Sauerstoff frei, ein Gemisch vor allem aus Wasserdampf (H_2O), Kohlendioxid (CO_2) und Schwefelwasserstoff (H_2S) sowie Methan (CH_4), Stickstoff (N_2), Kohlenmonoxid (CO) und Ammoniak. Bildung und Akkumulation freien Sauerstoffs in der Atmosphäre stellten wesentliche Faktoren der Evolution irdischen Lebens dar, untrennbar verbunden mit der Entwicklung der Photosynthese.

Stromatolithe sind eng laminierte Gebilde, deren Entstehung u.a. auf Cyanobakterien (früher als Blaualgen bezeichnet) zurückgeführt wird. Cyanobakterien werden als die ältesten Organismen betrachtet, die Photosynthese betreiben, bei der Sauerstoff freigesetzt wird. Sie besiedelten großflächig den Untergrund küstennaher Zonen des Urozeans (Abb. 3). Sedimentkörnchen lagerten sich an diesen Matten von Mikroorganismen ab. Im Zuge der Photosynthese wurde dem Wasser Kohlenstoffdioxid entzogen, wodurch ursprünglich ge-

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007):
367-377

löster Kalk zur Ausfällung auf den Cyanobakterienmatten gelangte. Sedimentkörnchen und Kalkablagerungen bewirkten ein Absterben der Matten der lebenden Mikroorganismen, die nun wegen mangelnden Lichtes nicht mehr Photosynthese betreiben konnten. Eine neue Schicht von Cyanobakterien besiedelte wiederum den Untergrund und der beschriebene Prozess wiederholte sich. So kam es zur Bildung fein geschichteter teils pilzförmig, knolliger Gebilde, den Stromatolithen (Abb. 4). Sie gehören zu den ältesten Zeugen der Entwicklung einer sauerstoffhältigen Atmosphäre. Die ältesten Stromatolithe sind mit ca. 3,5 Milliarden Jahren aus dem Präkambrium bekannt. Allerdings sind jene Mikroorganismen, die zur Bildung dieser Gesteine führten, selbst nicht erhalten.

Im Lauf der Erdgeschichte hat sich die Zusammensetzung der Atmosphäre dramatisch verändert. Nicht nur dass der Sauerstoffgehalt auf rund 21 % gestiegen ist, sondern auch der Anteil atmosphärischen Kohlendioxids unterlag erheblichen Schwankungen und lag sowohl im Devon als auch im Mesozoikum weit über dem heutigen Wert von 260-270 ppm (z. B. BERNER & KOTHAVALA 2001, MORA et al. 1996, MCELWAIN 1998) (Abb. 5). Einen maßgeblichen Beitrag zur Entschlüsselung der Entwicklung des atmosphärischen Kohlendioxidgehaltes liefert die Dichte der Atemöffnungen (Stomata) in fossilen Pflanzenarten, die über längere erdgeschichtliche Zeiträume vorkamen. Da Kohlendioxid wie Wasser und Licht eine der wesentlichsten Komponenten der Photosynthese darstellt, ist auch die

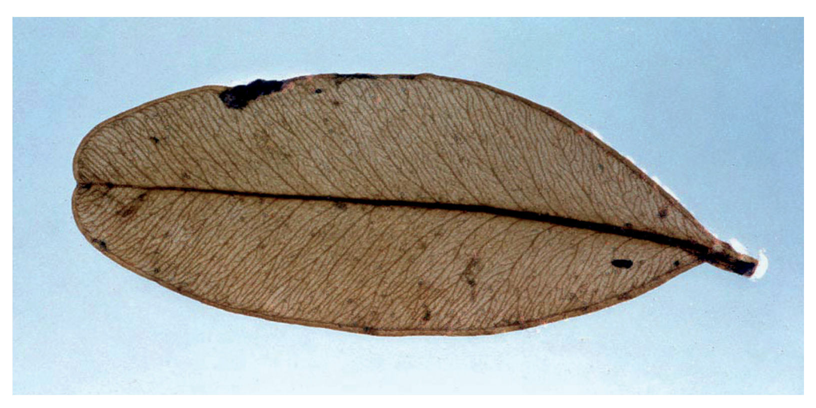


Abb. 1: Inkohltes Blatt eines Buchsbaumes (*Buxus pliocenica*), Mataschen, Steiermark, Neogen, Miozän, ca. 11 Mio. Jahre, NHMW.



Abb. 2: Pollenkorn von *Prunus* (Zwetschkenverwandte), Oberdorf, Köflach-Voitsberg Braunkohlerevier, Neogen, Miozän, ca. 17-18 Mio. Jahre, IPUW.

Abb. 3: Schema der Entstehung von Stromatolithen (aus WILLIS & MCELWAIN 2002, Fig. 2.8).

Möglichkeit zur Kohlendioxidaufnahme entscheidend. Diese erfolgt über die Atemöffnungen (Stomata, Abb. 6)) zumeist an der Unterseite der Blätter. Bei höherem atmosphärischem Kohlendioxidgehalt genügt eine geringere Stomatadichte als unter einer kohlendioxidärmeren Atmosphäre, in der die Pflanzen eine verstärkte Aufnahme von Kohlendioxid durch höhere Dichte der Stomata erreichen. Mittels eines Stomataindexes können die Schwankungen des atmosphärischen Kohlendioxidgehaltes in erdgeschichtlichen Perioden nachvollzogen werden (z. B. LI-QUN CHEN et al. 2001, ROYER et al. 2001).

Die Eroberung des Festlandes

Die ersten Landpflanzen und die frühesten terrestrischen Lebensgemeinschaften sind in einmaliger Weise in der Fossillagerstätte des Rhynie Chert in Schottland (ca. 400 Millionen Jahre, unteres Devon) dokumentiert (GENSEL & ANDREWS 1984; The Rhynie Chert flora).

In der Überschwemmungsebene eines Flusses, in der auch kleine Seen und Tümpel ausgebildet waren, entwickelte sich das Ökosystem von Rhynie. Vulkanismus führte zur Ablagerung von Tuffen und Lava. Die einmalige Erhaltung des Ökosystems Rhynie beruht auf der Überflutung der Pflanzenstandorte durch Kieselsäure übersättigte heiße Quellen. Allmählich sinkende Wassertemperatur und Verdunstung führten zur Bildung von Sinther. Auf diese Weise wurden einmalig feinste Gewebestrukturen konserviert. Durch weitere diagenetische Prozesse (zunehmender Druck durch überlagernde Gesteinsschichten und damit steigende Temperatur) erfolgte die Umwandlung des Sinthers in widerstandsfähigen Hornstein.

Die derart überlieferte Flora (und Fauna) ist vielfältig. Cyanobakterien, Algen, die ältesten bekannten Flechten repräsentieren niedere Pflanzen. Auch parasitische und symbiontische Pilze sind überliefert. Rhynie ist nicht zuletzt wegen der Erhaltung der ältesten Sprosspflanzen berühmt. Ihr sehr einfacher Bau verbindet sie: gegabelte Sprosse von einigen mm bis wenige cm Durchmesser, die Höhen von maximal wenigen dm erreichten (Abb. 7). Verankerung im Boden sowie Wasser- und Nährstoffaufnahme erfolgten durch sehr einfache wurzelähnliche Organe. Primitives Festigungs- und Leitungsgewebe in den oberirdischen Sprossen ermöglichte aufrechtes Wachstum und leistete den Transport von Wasser und Nährstoffen. Die oberirdischen Organe waren von einer Kutikula, einem wachsähnlichen Häutchen, das vor Verdunstung schützte, umgeben und Atemöffnungen ermöglichten den Gasaustausch (Abb. 8). Manche dieser Pflanzen hatten glatte Sprosse, andere besaßen kleine blättchenartige Organe.

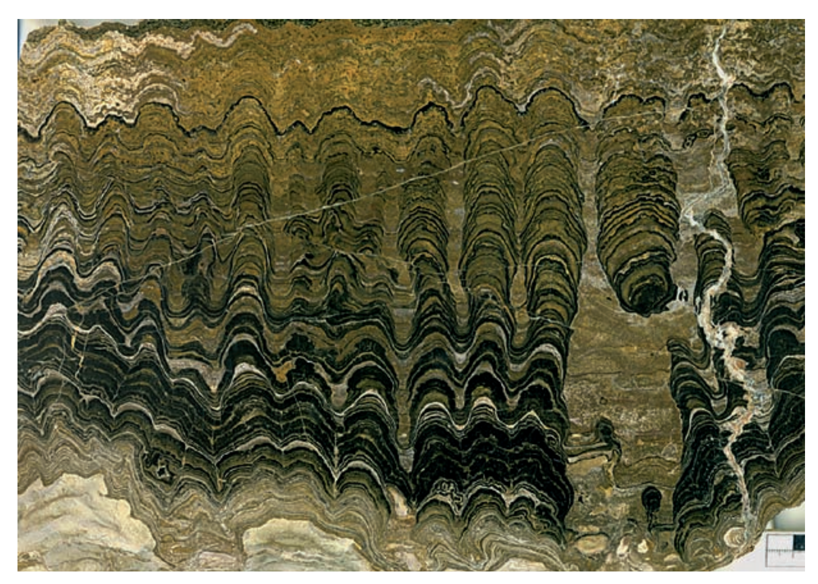


Abb. 4: Schliff durch einen Stromatolith, Bolivien, Präkambrium, SMNS.

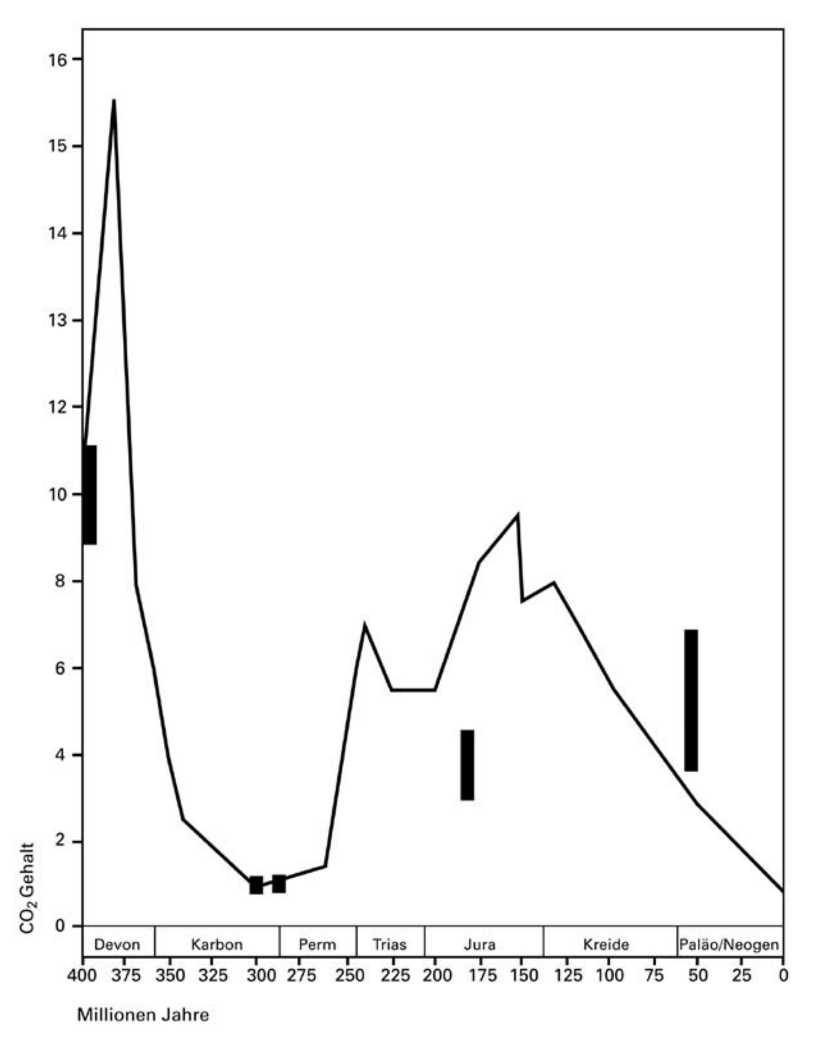


Abb. 5: Wahrscheinliche Variation des atmosphärischen Kohlendioxidgehaltes der letzten 400 Millionen Jahre. Kurve basierend auf Modellversuchen unter Berücksichtigung verschiedener Umweltparameter, nach BERNER & KOTHAVALA (2001). (Pleistozän und Holozän sind nicht berücksichtigt.) Die Balken geben die vermutlichen Kohlendioxidwerte wieder wie sie aus der Variation der Dichte der Stomata fossiler Pflanzen errechnet wurden (nach WILLIS & MCELWAIN 2002, Fig. 4.3, abgeändert).

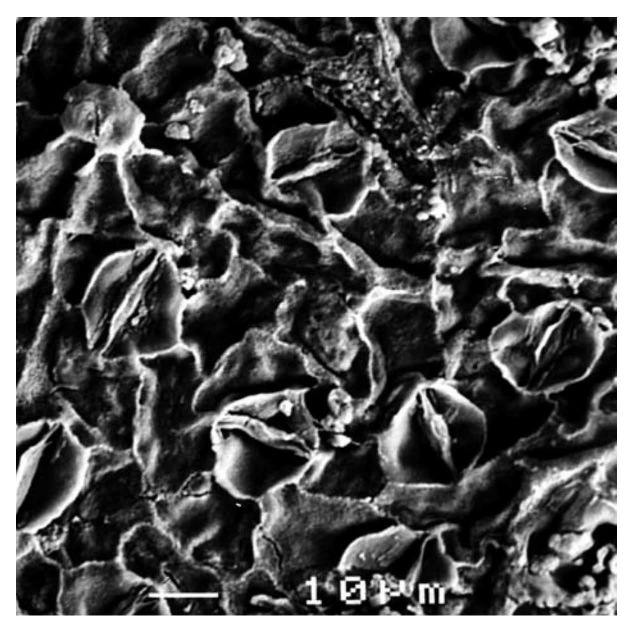


Abb. 6: Kutikula (wachsähnliche Substanz) mit Atemöffnungen eines Lorbeergewächses (*Laurophyllum rugatum*) aus Oberdorf, Köflach-Voitsberg Braunkohlerevier, Neogen, Miozän. NHMW.

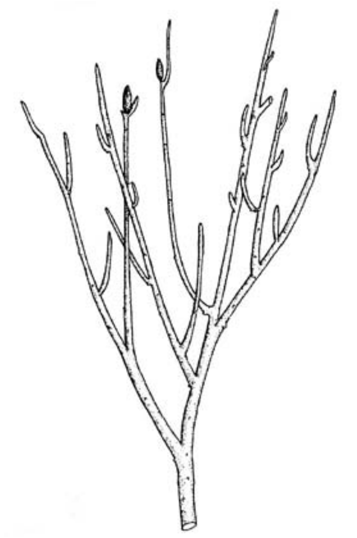


Abb. 7: Rekonstruktion der primitiven Landpflanze *Rhynia gwynne-vaughanii* (aus Gensel & Andrews 1984).

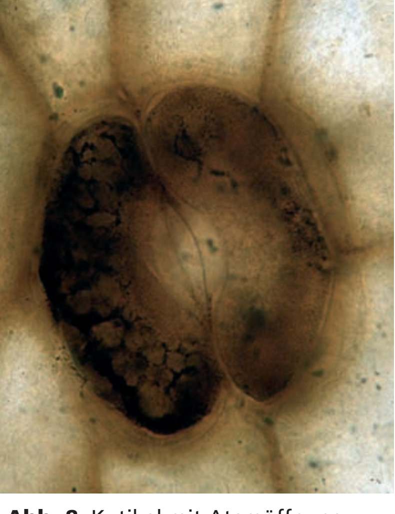


Abb. 8: Kutikel mit Atemöffnung (Stoma) von *Aglaophyton major*, Rhynie Chert, unteres Devon, ca. 400 Mio. J., H. Kerp, Westfälische Wilhelms-Universität Münster.

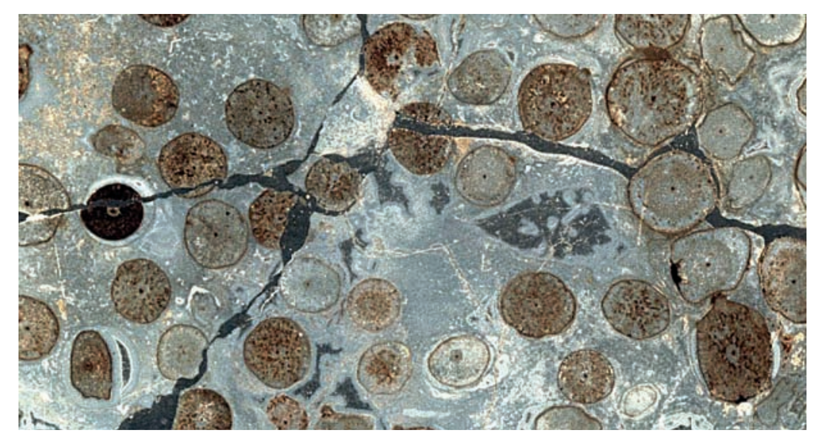


Abb. 9: Schliff durch in Hornstein erhaltene, dicht stehende Achsen von *Rhynia gwynne-vaughanii*. Die sehr dicht gedrängten stehenden etwa Dezimeter hohen Pflanzen stützten einander gegenseitig ab und bildeten dichte Matten. Rhynie Chert, unteres Devon, ca. 400 Mio. J., NHMW.

Die der Vermehrung dienenden Sporen wurden in Sporenbehältern gebildet. Mit dieser Ausstattung waren die Voraussetzungen für die erfolgreiche Besiedelung des Festlandes durch die Pflanzen gegeben.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der frühen Sprosspflanzen sind vielfach noch nicht zweifelsfrei geklärt. Es sind durchwegs längst ausgestorbene Gruppen. Bei manchen bestehen Merkmalsübereinstimmungen zu Moosen und Bärlappgewächsen.

Manche Sprosspflanzen lebten in Mischbeständen mehrerer Arten und bevorzugten organisches Substrat (abgestorbene Pflanzenreste). Andere wiederum scheinen eher als Pioniere auf Sinthersubstrat erfolgreich gewesen zu sein. Manche standen in dichten Beständen, sich gegenseitig abstützend (Abb. 9). Unterschiedliche, immer wiederkehrende Vergesellschaftungen im Rhynie Chert sind Hinweise auf das Bestehen verschiedener, bereits komplexer Lebensgemeinschaften in diesem Ökosystem.

Kohlelagerstätten

Wesentliche Voraussetzung für die Entstehung von Kohlelagerstätten ist die massenhafte Anreicherung abgestorbener Pflanzenreste. Daher sind Kohlelagerstätten wesentliche Informationsträger zur Entschlüsselung der Entwicklung der Pflanzen.

Die ältesten Kohlevorkommen stammen aus dem jüngeren **Devon** der Bäreninsel (Norwegen), die heute zwischen dem Nordkap und Spitzbergen liegt. Aus dieser Lagerstätte sind die ersten Bäume (*Archaeopteris*, Abb. 10) bekannt sowie Hinweise auf die ersten Wälder der Erdgeschichte. In ihnen waren außer *Archaeopteris* Urformen der Schachtelhalme, Bärlappgewächse und Farnvorläufer vertreten.

Während des **Karbon** (Steinkohlenzeit) erstreckten sich ausgedehnte Steinkohlensümpfe in überwiegend tropisch feuchten geografischen Breiten (Abb. 11). Farne und farnblättrige Samenpflanzen (Farnsamer) bildeten sehr große Blattwedel, die bis mehrere m² Fläche erreichen konnten. *Lepidodendron* (Schuppenbaum) und *Sigillaria* (Siegelbaum), beide Vertreter der Bärlappgewächse, waren mit 30-40 m unter den höchsten Bäumen dieser Zeit. Unter den Farnen, Farnsamern und Schachtelhalmen gab es niedere Bäume. Die Vielfalt der Wuchsformen reichte von krautigen Formen (Abb. 12) und Spreizklimmern (in dichten Beständen stehende krautige Pflanzen, die sich gegenseitig abstützen), zu strauchiger und lianenartiger Wuchsform bis hin zu Bäumen und Epiphyten. Die verschiedenen Pflanzengruppen bewältigten das Höhenwachstum durch sehr unterschiedlichen Stammbau. Über den anatomischen Auf-



Abb. 10: Rekonstruktion des ältesten Baumes, *Archaeopteris*, Ober-Devon, ca. 350 Mio. Jahre.



Abb. 11: Rekonstruktion eines Steinkohlewaldes des oberen Karbon, mit Schuppen- (hohe Bäume rechts) und Siegelbäumen (hohe Bäume links), Farnsamer (Mitte), krautigen Farnen und Schachtelhalmgewächsen (vorne), Grafik W. Lumpe Dresden, NHMW.

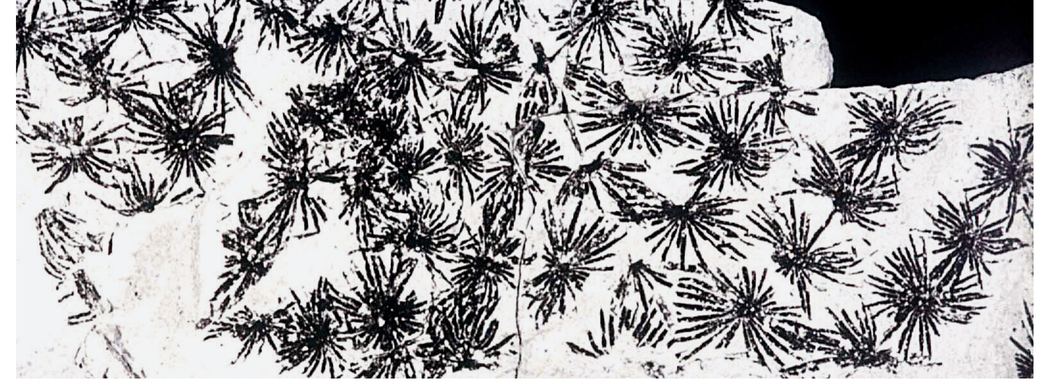


Abb. 12: *Annularia spinulosa*, Blattwirtel eines Schachtelhalmes, Döhlener Becken bei Dresden, unteres Perm, MMG.

bau geben vor allem verkieselte Stämme Auskunft. Beispielsweise bildeten die Schachtelhalme Röhrenstämme, mit einem mächtigen zentralen Markraum, um welchen Leitungs- und Festigungsgewebe ringförmig ausgebildet waren (Abb. 13). Bei den Farnen hingegen wurde der sehr schlanke zentrale Stamm von einem mächtigen Mantel aus Luftwurzeln und Blattspuren, die den Stamm entlang zogen, umgeben (Abb. 14). Von den verschiedenen Stamm-Modellen der Bäume, die gleichsam eine Versuchsreihe der Natur darstellen, haben über lange erdgeschichtliche Zeiträume nur der Typ der Baumfarne und, wesentlich erfolgreicher, weil heute weit verbreitet, die Nadelbäume überlebt. Unter den Bärlappgewächsen und Schachtelhalmen hingegen gibt es weltweit heute nur mehr krautige Vertreter und die Farnsamer sind noch im Erdaltertum (Paläozoikum) ausgestorben.

Kohlevorkommen aus der jüngeren **Trias** dokumentieren die besondere Vielfalt nacktsamiger Pflanzen (Abb. 15). Zahlreiche dieser Gruppen sind noch während des Erdmittelalters ausgestorben. Kohlevorkommen aus der **Kreide** sind selten. Jene von Grünbach in Niederösterreich wurden in der Oberkreide (unteres Campan, ca. 80 Mio. Jahre) gebildet. Die darin überlieferte Flora bekundet bereits eindrucksvoll die Vorherrschaft der bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen, Abb. 16) (Herman & Kvaßßček 2002), die seit der untersten Kreide die verschiedenen terrestrischen Ökosysteme zu erobern begannen.

Die in Europa verbreiteten Braunkohlelagerstätten des **Paläogen** und **Neogen** (früher als Tertiär zusammengefasst) entstanden in Sumpfgebieten, die von Nadelbäumen und Blütenpflanzen geprägt waren. Unter den



Abb. 13: *Arthropitys*, versteinerter Stamm eines Schachtelhalmes im Querschnitt. Deutlich ist der große zentrale Markhohlraum erkennbar, der für die Schachtelhalme charakteristisch ist. Chemnitz, unteres Perm, MMG.



Abb. 14: *Psaronius*, Stammquerschnitt eines Baumfarnes. Der sehr schlanke zentrale Stamm ist von einem dicken Mantel aus Luftwurzeln und Blattspuren umgeben. Chemnitz, tiefes Perm. NHMW.



Abb. 15: *Pterophyllum longifolium*, gefiedertes Blatt einer nacktsamigen Pflanze (Bennetittee), obere Trias, Karn, ca. 220 Mio. J. 220, Lunz, Niederösterreich, NHMW.



Abb. 16: *Sabalites longirhachis*, Blatt einer Palme, Grünbach, Niederösterreich, obere Kreide, Campan, ca. 80 Mio. J., NHMW.



Abb. 17: *Glyptostrobus europaeus,* Zweig einer Wasserfichte, Oberdorf, Köflach-Voitsberg Braunkohlerevier, Neogen, Miozän, ca. 17-18 Mio. Jahre, NHMW.



Abb. 18: *Taxodium miocenicum*, Zweig einer Sumpfzypresse, Hinterschlagen, Hausruck Kohlerevier, Miozän, Pannon, ca. 9-11 Mio. Jahre, NHMW.

Nadelbäumen waren dies vor allem die Sumpfzypressengewächse (Taxodiaceae, nach der modernen Pflanzensystematik werden sie heute zu den Zypressengewächsen (Cupressaceae) gestellt). Wesentliche Vertreter waren Wasserfichte (*Glyptostrobus*, Abb. 17) und Sumpfzypresse (*Taxodium*, Abb. 18), die häufig mit dem Tupelobaum (*Nyssa*, Abb. 19), Magnolien, Lorbeerarten (Abb. 20) und dem Gagelstrauch (*Myrica*) sowie einigen anderen Arten in zwar wenig diversen aber doch unterschiedlich zusammengesetzten Pflanzengemeinschaften auftraten. Artenreich und sehr heterogen hingegen waren die Lebensgemeinschaften an nicht von Überflutungen betroffenen Standorten außerhalb der Sumpfgebiete. Die nächsten lebenden Verwandten der paläogenen und neogenen Arten sind heute vielfach disjunkt (in weit voneinander entfernt gelegenen Teilarealen) verbreitet (Südostasien, Kleinasien, südöstliches oder südwestliches Nordamerika, Mittelamerika oder auch Mittelmeergebiet) oder sogar auf Reliktareale beschränkt. Zumeist noch vor dem Beginn der pleistozänen Eiszeit sind diese Taxa in Mitteleuropa erloschen.

Beispielsweise stellt die Wasserfichte heute ein lebendes Fossil dar, das auf südliche Regionen Chinas beschränkt ist und die Sumpfzypresse ist nur mehr im Südosten Nordamerikas und Reliktarealen Mexikos verbreitet. Natürliche Vorkommen von Magnolien gibt es in



Abb. 19: *Nyssa ornithobroma*, Samen des Sumpftupelobaumes, Oberdorf, Köflach-Voitsberg Braunkohlerevier, Neogen, Miozän, ca. 17-18 Mio. Jahre, NHMW.

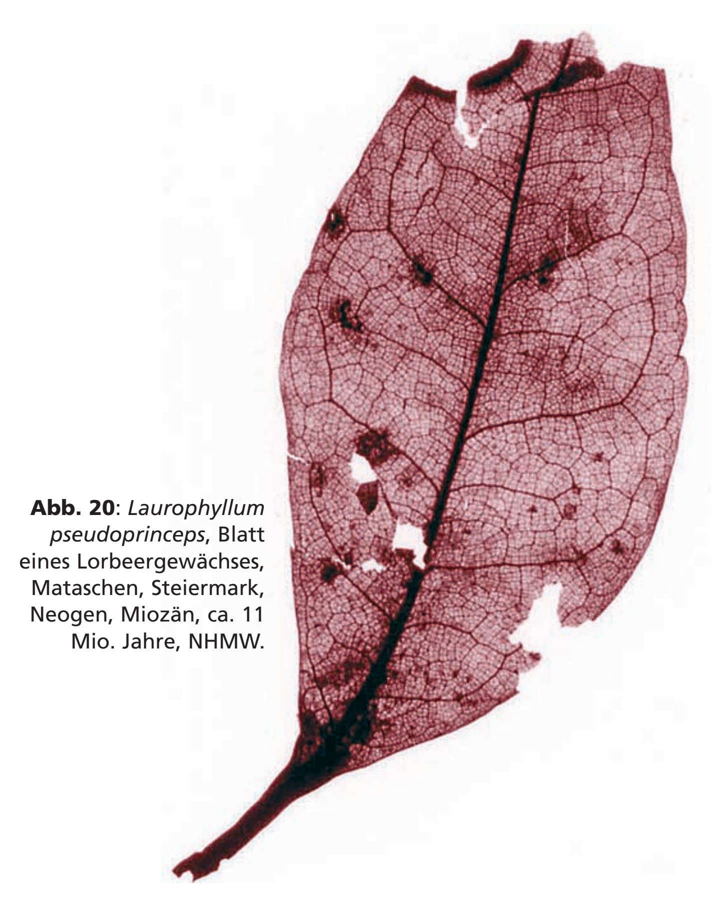


Abb. 20: *Laurophyllum pseudoprinceps*, Blatt eines Lorbeergewächses, Mataschen, Steiermark, Neogen, Miozän, ca. 11 Mio. Jahre, NHMW.

Nord- und Mittelamerika sowie Ostasien. Fossile Pflanzenreste sind damit hervorragende Zeugen der Veränderungen pflanzlicher Verbreitungsgebiete aber auch paläogeografischen Wandels (Abb. 21, Mai 1995).

Unterschiede in der Zusammensetzung der Floren während des Paläogen und Neogen (z. B. Anteil an immergrünen, sommergrünen Arten) dokumentieren in ausgezeichneter Weise auch den klimatischen Wandel. Der generelle Trend einer globalen Abkühlung beginnend im Eozän wurde von zahlreichen, relativ kürzer währenden Klimaschwankungen überlagert. Während für das Eozän in weiten Teilen Europas nahezu tropische klimatische Verhältnisse anzunehmen sind, z. B. Flora des London Clay (COLLINSON 1983), Messel bei Darmstadt (BUNESS 2005), baltischer Bernstein (siehe unten), ist im Miozän die wärmste Phase an der Wende Unter/Mittel-Miozän gekennzeichnet durch feucht-warmgemäßigte bis feucht-subtropische Verhältnisse z. B. Floren von Wackersdorf (KNOBLOCH & KVAČEK 1976; GREGOR 1978), Oberdorf, Köflach-Voitsberger Kohlerevier (KOVAR-EDER et al. 2001).

Bernstein

Hervorragende Dokumentation bietet die Erhaltung pflanzlicher und tierischer Fossilien auch in Bernstein, der diagenetisch verfestigtes Harz verschiedener Baumarten darstellt. Der älteste bekannte Bernstein stammt aus dem jüngeren Erdaltertum (ca. 260 Millionen Jahre). Der wohl best erforschte ist der baltische Bernstein, dessen Alter ca. 50 Mio. Jahre (Eozän) beträgt, und der aus dem fossilen Baumharz einer Kiefer hervorgegangen ist (SCHLEE 1990, WEISCHAT & WICHARD 1998, GANZELEWSKI & SLOTTA 1997). Wahrscheinlich bewirkten Verletzungen der Kiefernrinde den starken Harzfluss. Der Wald, in dem das Harz in großen Mengen gebildet wurde, gedieh in nördlichen Bereichen des Ostseegebietes einschließlich dem südlichen Schweden und Finnland. Kleine Pflanzenteile (Abb. 22) und Tiere, vor allem Insekten, aber selten auch z. B. Schnecken oder Vogelfedern wurden im baltischen Bernstein ausgezeichnet konserviert (SCHLEE 1990, WEISCHAT & WICHARD 1998). Außer Kiefern waren Eichen, Lorbeerbäume und Palmen in diesen Wäldern vertreten. Flora und Fauna,



Abb. 21: *Mastixia amygdalaeformis*, Frucht eines Hartriegel-Verwandten. Die Familie Mastixiaceae ist heute auf Südostasien beschränkt, wo ihre Vertreter unter subtropisch/tropischen warm-feuchten Klimaverhältnissen vorkommen. Langerwehe bei Düren, Nordrhein-Westfalen, Neogen, Miozän, SMNS.

die aus dem baltischen Bernstein bekannt geworden sind, deuten auf subtropisch-tropisch warmes Klima in diesem Gebiet während des Eozän hin wie es auch von anderen Fundstellen dokumentiert ist.

DNA fossiler Pflanzen

Die Analyse der Erbsubstanz (DNA) hat zur Revolution der Abstammungslehre innerhalb weniger Jahre geführt. Modernen Stammbäumen (Tree of Life, web project) liegen derzeit allerdings ausschließlich die Ergebnisse aus den Untersuchungen heute lebender Pflanzen zugrunde. Die DNA fossiler Pflanzen könnte deshalb wesentlich zur Verifizierung dieser Stammbäume beitragen. Speziell zu Beginn der 90er Jahre gab es zahlreiche Untersuchungen, die auf die Erhaltung fossilen Erbmaterials unter ganz speziellen Bedingungen hindeuteten (z. B. SOLTIS et al. 1992, POINAR et al. 1993). Versuche, diese Ergebnisse zu reproduzieren gelangen allerdings nicht und eine Reihe kritischer Publikationen ziehen die Erhaltung aussagefähiger fossiler DNA stark in Zweifel (z. B. LINDAHL 1997). Sie weisen auf die hohe Wahrscheinlichkeit der sehr raschen Zerstörung längerer DNA- Abschnitte nach dem Absterben der Pflanzen hin ebenso wie auf die Wahrscheinlichkeit von Kontaminierungen (Verunreinigung mit anderer DNA). Erfolgreiche Nachweise von DNA sind bisher nicht älter als 100 000 Jahre. Ihre Bedeutung liegt vor allem darin, dass sie zu einem besseren Verständnis von Evolutionsraten (Evolutionsgeschwindigkeit), Artenvielfalt und Verwandtschaftsbeziehungen beitragen als dies DNA ausschließlich rezenter Pflanzen vermag (GOLOUBINOFF et al. 1993). Trotz der Problematik rund um die Erhaltung fossilen Erbmaterials besteht dennoch die Hoffnung, dass mit verbesserter Methodik doch noch aussagekräftige DNA z. B. aus Bernstein nachgewiesen werden kann.

Phytolithe und Photosynthese produkte

Eine viel diskutierte aber weiterhin nicht gelöste Frage ist jene des ersten Auftretens und der Ausbreitung offener Landschaften wie Steppe und Savanne, die durch einen hohen Anteil von Gräsern und Kräutern gekennzeichnet sind. Ihr Nachweis ist aus mehreren Gründen schwierig. Gräser und Kräuter bleiben nur ausnahmsweise fossil erhalten, weil unter klimatischen Bedingungen, die zur Bildung von natürlichen Grasländern führen, geeignete Sedimentationsverhältnisse meist nicht gegeben sind. Der Pollen (Blütenstaub) kann allerdings überliefert sein. Doch dieser unterliegt vielfach Windtransport, wobei die Transportentfernung und damit das Ursprungsgebiet oft schwierig zu beurteilen ist.

Eine relativ junge Disziplin ist die Erforschung von Phytolithen (Abb. 23). Dies sind in pflanzlichen Zellen

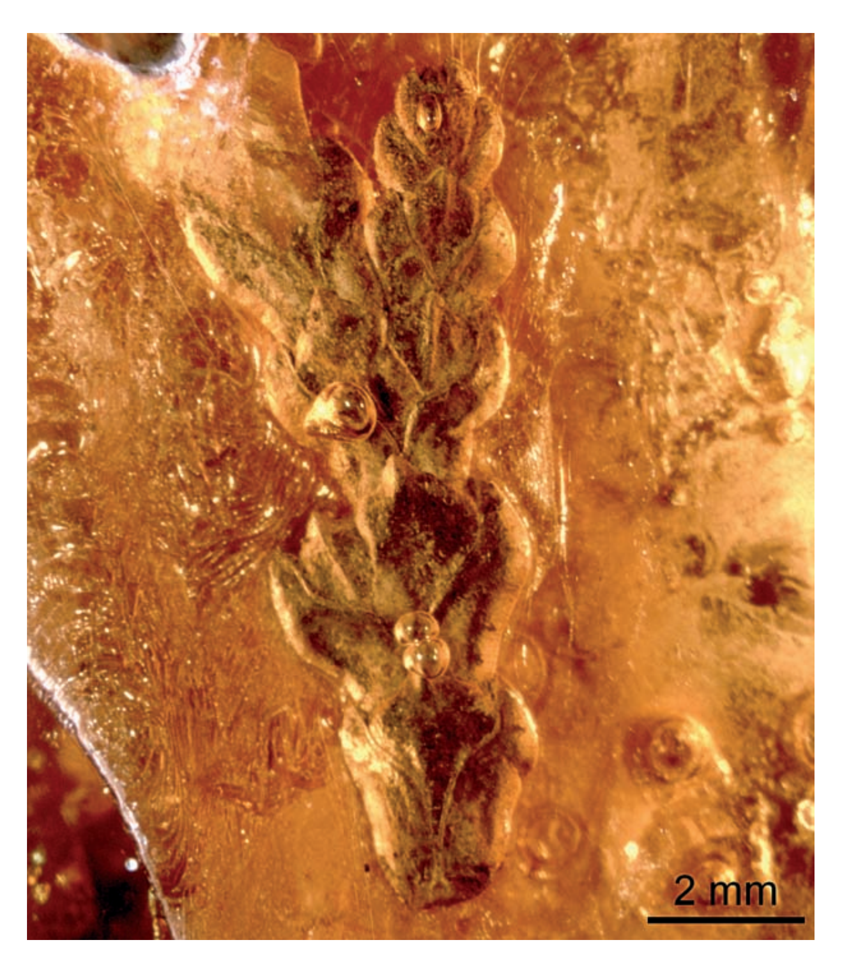


Abb. 22: Zweig einer Thuje in Baltischem Bernstein, Eozän, ca. 50 Mio. Jahre, SMNS.

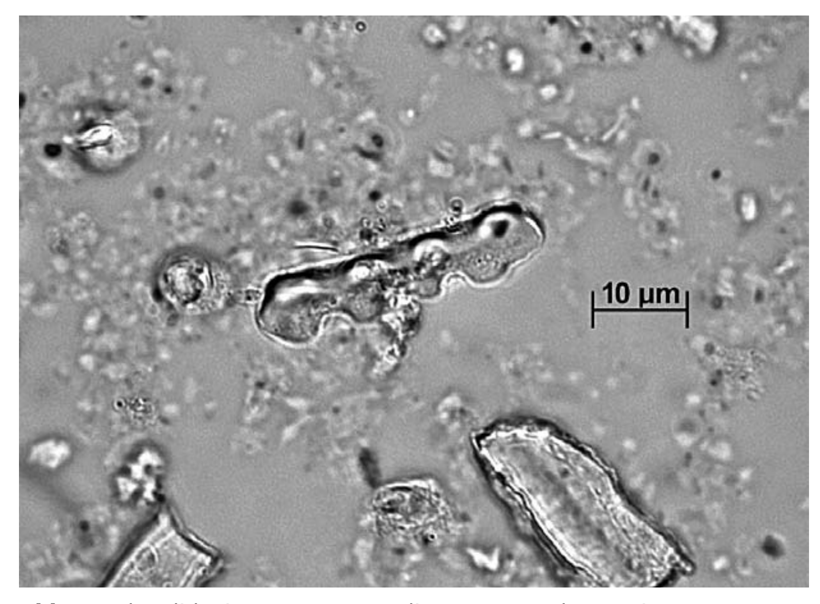


Abb. 23: Phytolith eines Grases, Anatolien, Neogen, oberes Miozän, ca. 7 Millionen Jahre, C.A.E. Strömberg, Naturhstoriska Riksmuseet, Stockholm.

oder zwischen diesen eingelagerte, mikroskopisch kleine, opalisierte Körper, die entstehen, wenn Pflanzen kieselsäurehältiges Wasser aufnehmen. Von verschiedenen Gefäßpflanzen werden sie spezifisch wie z. B. bei vielen Gräsern gebildet. Nach dem Absterben der

Pflanzen können Phytolithe in Sedimenten angereichert und fossil werden. Oftmals stellen sie die einzigen Überreste von Pflanzen dar. Für das Verständnis der Entwicklung von Steppen und Savannen, die einen hohen Anteil an Gräsern und Kräutern haben, wird in die Fortentwicklung der Methoden zur Auswertung von Phytolithen große Erwartung gelegt (STRÖMBERG 2004).

In den Photosynthese prozessen der Pflanzen gibt es Unterschiede hinsichtlich der Fixierung von Kohlendioxid. Danach werden vor allem C3- und C4-Pflanzen unterschieden. (Die Bezeichnungen C3- bzw. C4-Pflanzen beziehen sich auf unterschiedliche Photosynthese produkte dieser Pflanzen.) C4-Pflanzen vermögen Kohlendioxid und Wasser effizienter zu nutzen als C3-Pflanzen und verfügen damit über eine bessere Anpassung an trockene und heiße Klimate. Während die C3-Photosynthese als ursprünglich gilt, tritt C4-Photosynthese unter den Bedecktsamern vor allem bei abgeleiteten Gruppen (z.B. viele Gräser) auf. Diese unterschiedlichen Photosynthese prozesse hinterlassen ihre spezifische Kohlenstoffisotopensignatur in den Pflanzen und im Boden. Diese Isotopensignaturen werden daher als wichtige Indikatoren für Klima und Vegetation betrachtet. Auch in Zähnen und Knochen von Pflanzenfressern schlägt sich die Signatur des Photosynthese weges der Nahrungspflanzen nieder und kann fossil erhalten bleiben. Auch diesen Umstand versucht sich die Wissenschaft derzeit zum besseren Verständnis von Entstehung und Ausbreitungsgeschichte natürlicher Grasländer zu Nutze zu machen, indem die Kohlenstoffsignaturen fossiler Böden, Phytolithe und Pollen, von Zähnen und Knochen fossiler Pflanzenfresser untersucht werden. Allerdings sind die Isotopenzusammensetzung beeinflussende Faktoren nicht immer hinreichend bekannt, sodass sich diese Methode erst in den Kinderschuhen befindet (SMITH & WHITE 2004).

Schlussfolgerungen

Informationsgehalt fossiler Pflanzenreste und ihrer Spuren sind entsprechend ihrer Erhaltung sehr heterogen. Die Evolution von Pflanzenmorphologie und -anatomie von den ersten Landpflanzen bis zu den Bedecktsamern ist nur durch Fossilfunde der unterschiedlichen Organisationsstufen des Lebens in den verschiedenen Erdzeitaltern zu verstehen und zu beweisen. Evolution und Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzengruppen werden heute durch molekulare Analysen rezenter Pflanzenarten zunehmend präziser entschlüsselt. Jedoch sind fossile Pflanzenreste essentiell, um diese Ergebnisse zu validieren. Die Entwicklung der Pflanzengesellschaften von krautigen Pioniergesellschaften im tiefen Devon bis zu den komplexen und vielfältigen modernen und hoch spezialisierten Pflanzengesellschaften heute ist ebenfalls nur durch das Studium möglichst zahlreicher fossiler Pflanzenfundstellen verschiedenen Alters und unterschiedlicher Erhaltung zu erschließen. Fossile Pflanzen geben Aufschluss über die Entwicklung der Atmosphäre (Sauerstoff- und Kohlendioxidgehalt) und sie ermöglichen Aussagen über das Klima und seine Entwicklung im Lauf der Erdgeschichte. Moderne Technologien eröffnen neue Möglichkeiten der Auswertung bisher unbekannter oder nicht berücksichtigter Parameter wie z.B. das Vorhandensein von Phytolithen oder die Untersuchung von Isotopen wie jene des Kohlenstoffs als Indikatoren für den Stoffwechsel (Pflanzen mit C3- oder C4-Stoffwechsel). Die Erhaltung aussagefähigen Erbmaterials über Jahrmillionen ist noch nicht zweifelsfrei dokumentiert.

Obwohl die Resultate der Untersuchung fossiler Pflanzenreste immer lückenhaft bleiben werden, stellen sie unverzichtbare Bausteine zum Verständnis des Lebens und der Evolution dar.

Die ausgewählten Beispiele mögen dies verdeutlichen. Es ist davon auszugehen, dass die Entwicklung neuer Technologien weitere, ungeahnte Möglichkeiten zur Erschließung des Informationspotentials fossiler Pflanzen bieten werden.

Zusammenfassung

An einigen ausgewählten Beispielen wird die Mannigfaltigkeit der Aussagekraft fossiler Pflanzen und ihrer Spuren (Signaturen) dargestellt. Der Einsatz neuer Technologien zeigt, dass dieses Informationspotenzial noch keinesfalls erschöpft ist.

Danksagung

Für die Erlaubnis zur Abbildung von Objekten bzw. für Fotos danke ich M. Harzhauser (Naturhistorisches Museum Wien), H. Kerp (Westfälische Wilhelms-Universität Münster), L. Kunzmann Staatliche Naturhistorische Sammlungen Sachsen), C.A.E. Strömberg (Naturhstoriska Riksmuseet, Stockholm), R. Zetter (Universität Wien).

Abkürzungen der Institutionen

MMG . . . . Museum für Mineralogie und Geologie der Staatlichen Naturhistorischen Sammlungen Dresden

NHMW . . Naturhistorisches Museum Wien

IPUW . . . Institut für Paläontologie der Universität Wien

SMNS . . . Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

Literatur

BERNER R.A. & Z. KOTHAVALA (2001): GEOCARB III: a revised model of atmospheric CO2 over phanerozoic time. — Amer. J. Sci. **301**: 182-204.

BUNESS H.(2005): Fossilienlagerstätte Grube Messel: Momentaufnahmen aus dem Eozän. Unesco-Welterbe. — Vernissage-Verl. Heidelberg: 1-66.

COLLINSON M. E. (1983): Fossil plants from the London Clay. — Palaeont. Ass. Field Guides to Fossils **1**: 1-121.

GANZELEWSKI M. & R. SLOTTA (Hrsg. 1997): Bernstein – Tränen der Götter. — Glückauf, Essen: 1-585.

GENSEL P.G. & H.N. ANDREWS (1984): Plant Life in the Devonian.— New York, Praeger.

GOLOUBINOFF P., PÄÄBO S. & A.C. WILSON (1993): Evolution of maize inferred from sequence diversity of an Adh2 gene segment from archaeological specimens. — Proceed. Nat. Acad. Sci. U.S.A **90**: 1997-2001.

GREGOR H.-J. (1978): Die miozänen Frucht- und Samenfloren der Oberpfälzer Braunkohle. 1. Funde aus den sandigen Zwischenmitteln. — Palaeontogr. B **167**: 8-103.

HERMAN A. & J. KVAČEK (2002): Campanian Grünbach Flora of Lower Austria: preliminary floristics and palaeoclimatology. — Ann. Naturhist. Mus. Wien **103 A**: 1-21.

KNOBLOCH E. & Z. KVAČEK (1976): Miozäne Blätterfloren vom Westrand der Böhmischen Masse. — Pozpr. Ústř Úst. Geol. **42**: 1-129.

KOVAR-EDER J., KVAČEK Z. & B. MELLER (2001): Comparing Early (/Middle) Miocene floras and probable vegetation types of Oberdorf N Voitsberg (Austria), Bohemia (Czech Republic), and Wackersdorf (Germany). — Rev. Palaeobot. Palynol. **114**: 83-125.

LINDAHL T. (1997): Facts and artifacts of ancient DNA. — Cell **90**: 1-3.

LI-QUN CHEN, CHENG-SEN LI, CHALONER W.G., BEERLING D.J., QI-GAO SUN, COLLINSON M.E. & P.L. MITCHELL (2001): Assessing the potential for the stomatal characters of extant and fossil *Ginkgo* leaves to signal atmospheric change. — Amer. J. Bot. **88**: 1309-1315.

MAI D.H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. — Gustav Fischer: 1-691.

MCELWAIN J.C. (1998): Do fossil plants signal palaeo-atmospheric CO2 concentration in the geological past? — Philosoph. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B **353**: 1-15.

MORA C.I., DRIES S.G. & L.A. COLARUSSO (1996): Middle to Late Paleozoic atmospheric CO2 levels from soil carbonate and organic matter. — Sci **271**: 1105-1107.

POINAR H.N., CANO R.J. & G.O. POINAR (1993): DNA from an extinct plant. — Nature **363**: 677.

ROYER D.L., WING S.L., BEERING J.D., JOLLEY D.W., KOCH P.L., HICKEY L.J. & R.A. BERNER (2001): Palaeobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO_2 during part of the Tertiary. — Science **292**: 2310-2313.

SCHLEE D. (1990): Das Bernstein-Kabinett. — Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. C **28**: 1-100.

SMITH F.A. & J.W.C. WHITE (2004): Modern calibration of phytolith carbon isotope signatures for C3/C4 paleograssland reconstruction. — Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol. **207**: 277-304.

SOLTIS P., SOLTIS D. & C.J. SMILEY (1992): An RBCL sequence from a Miocene Taxodium (bald cypress). — Proceed. Nat. Acad. Sci. U.S.A **89**: 449-451.

STRÖMBERG C.A.E. (2004): Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene. — Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol. **207**: 239-275.

The Rhynie Chert flora: http://www.abdn.ac.uk/rhynie/, University of Aberdeen (2005).

WEISCHAT W. & W. WICHARD (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. — Friedrich Pfeil, München: 1-256.

Tree of Life web project: hosted by The University of Arizona College of Agriculture and Life Sciences and The University of Arizona Library; http://tolweb.org/tree/

WILLIS K.J. & J.C. MCELWAIN (2002): The Evolution of Plants. — Oxford: 1-377.

Anschrift der Verfasserin:

Prof. Dr. Johanna KOVAR-EDER
Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Rosenstein 1
70191 Stuttgart
Germany
E-Mail: eder.smns@naturkundemuseum-bw.de